

栲树叶片中不同类型钙含量对海拔梯度和土壤因子变化的响应

柏雨萱¹, 刘丹萍¹, 邢郑瑜¹, 苏 仪¹, 林仁忠², 廖晓丽³, 靳少非³, 郑德祥^{1,①}

(1. 福建农林大学林学院, 福建 福州 350002; 2. 顺昌县国有林场, 福建 顺昌 353200; 3. 闽江学院地理与海洋学院, 福建 福州 350108)

摘要: 在福建郭岩山县级森林生态自然保护区海拔 500~900 m 范围内以 100 m 为间隔设置 5 个样地, 分别测定样地内栲树(*Castanopsis fargesii* Franch.) 叶片中不同类型钙含量及土壤理化指标, 在此基础上, 采用 Pearson 法分析叶片不同类型钙含量间的相关性, 采用 RDA 约束排序法分析叶片不同类型钙含量与海拔和土壤因子的关系。结果表明: 各样地栲树叶片中不同类型钙含量从低至高均依次为硝酸钙和氯化钙、水溶性钙、果胶酸钙、磷酸钙和碳酸钙、草酸钙、硅酸钙, 均值依次为 54.06、208.57、820.56、1 122.54、1 891.58、6 962.60 mg·kg⁻¹, 且除海拔 900 m 样地外, 其他样地的硅酸钙含量显著($P<0.05$) 高于另 5 类钙含量。总体上看, 随海拔升高, 栲树叶片硝酸钙和氯化钙含量逐渐降低, 水溶性钙含量呈“降低—升高”趋势, 果胶酸钙及草酸钙含量逐渐升高, 磷酸钙和碳酸钙含量呈“升高—小幅降低”趋势, 而硅酸钙含量则波动变化。在海拔 500 m 样地中, 栲树叶片硝酸钙和氯化钙及硅酸钙含量最高, 果胶酸钙及磷酸钙和碳酸钙含量最低; 而在海拔 900 m 样地中, 栲树叶片硝酸钙和氯化钙含量最低, 果胶酸钙及草酸钙含量最高; 在海拔 700 m 样地中, 栲树叶片水溶性钙含量最低, 磷酸钙和碳酸钙含量则最高。相关性分析结果表明: 栲树叶片中硝酸钙和氯化钙含量与磷酸钙和碳酸钙含量呈极显著($P<0.01$) 负相关, 与硅酸钙含量呈显著正相关; 果胶酸钙及磷酸钙和碳酸钙含量与草酸钙含量呈极显著正相关。RDA 排序结果表明: 海拔和土壤全钙含量的解释率分别为 28.8% 和 9.0%, 贡献率分别为 48.6% 和 15.1%。其中, 海拔和土壤全钙含量与硝酸钙和氯化钙及硅酸钙含量均呈负相关, 与水溶性钙、果胶酸钙、磷酸钙和碳酸钙及草酸钙含量呈正相关。综合分析结果表明: 海拔和土壤全钙含量是影响栲树叶片中不同类型钙含量的重要因子; 栲树叶片中果胶酸钙、磷酸钙和碳酸钙及草酸钙含量的协同增加可应对海拔升高引起的生境变化, 增加植株的抗逆性。

关键词: 栲树; 叶片钙含量; 海拔; 土壤理化指标; 土壤钙含量

中图分类号: Q945.1; Q948.113; S792.17 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2022)04-0028-09
DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2022.04.04

Responses of contents of different forms of calcium in leaf of *Castanopsis fargesii* to variations of altitude gradients and soil factors BAI Yuxuan¹, LIU Danping¹, XING Zhengyu¹, SU Yi¹, LIN Renzhong², LIAO Xiaoli³, JIN Shaofei³, ZHENG Dexiang^{1,①} (1. Forestry College, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. State-owned Forest Farm of Shunchang County, Shunchang 353200, China; 3. College of Geography and Oceanography, Minjiang University, Fuzhou 350108, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2022, 31(4): 28-36

Abstract: Five sample plots were set up within the altitude range of 500-900 m at the interval of 100 m in the County-level Forest Ecological Nature Reserve of Guoyan Mountain in Fujian. The contents of different forms of calcium in leaf of *Castanopsis fargesii* Franch. and soil physical and chemical indexes in sample plots were measured. On this basis, the Pearson method was used to analyze the correlations

收稿日期: 2021-12-28

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32071760); 福建农林大学科技创新基金项目(KHF190026; KHF170002)

作者简介: 柏雨萱(1999—), 女, 湖南永州人, 硕士研究生, 主要从事森林可持续经营研究。

①通信作者 E-mail: fjzdx@126.com

引用格式: 柏雨萱, 刘丹萍, 邢郑瑜, 等. 栲树叶片中不同类型钙含量对海拔梯度和土壤因子变化的响应[J]. 植物资源与环境学报, 2022, 31(4): 28-36.

among contents of different forms of calcium in leaf, and the RDA constrained ranking method was used to analyze the relationships between contents of different forms of calcium in leaf and altitude and soil factors. The results show that the contents of different forms of calcium in leaf of *C. fargesii* from low to high in order are calcium nitrate and calcium chloride, water soluble calcium, calcium pectate, calcium phosphate and calcium carbonate, calcium oxalate, and calcium silicate, their average values in order are 54.06, 208.57, 820.56, 1 122.54, 1 891.58, and 6 962.60 mg · kg⁻¹, and except for the sample plot at the altitude of 900 m, the contents of calcium silicate of the other sample plots are significantly ($P < 0.05$) higher than those of the other five forms of calcium. In general, with the increase of altitude, the content of calcium nitrate and calcium chloride in leaf of *C. fargesii* gradually decreases, the content of water soluble calcium shows a “decrease-increase” tendency, the contents of calcium pectate and calcium oxalate gradually increase, the content of calcium phosphate and calcium carbonate shows an “increase-slightly decrease” tendency, while the content of calcium silicate fluctuates. In the sample plot at the altitude of 500 m, the contents of calcium nitrate and calcium chloride and calcium silicate in leaf of *C. fargesii* are the highest, and the contents of calcium pectate and calcium phosphate and calcium carbonate are the lowest; in the sample plot at the altitude of 900 m, the content of calcium nitrate and calcium chloride in leaf of *C. fargesii* is the lowest, and the contents of calcium pectate and calcium oxalate are the highest; in the sample plot at the altitude of 700 m, the content of water soluble calcium in leaf of *C. fargesii* is the lowest, and the content of calcium phosphate and calcium carbonate is the highest. The result of correlation analysis shows that the content of calcium nitrate and calcium chloride in leaf of *C. fargesii* has an extremely significant ($P < 0.01$) negative correlation with the content of calcium phosphate and calcium carbonate, and has a significant positive correlation with the content of calcium silicate; the contents of calcium pectate and calcium phosphate and calcium carbonate have extremely significant positive correlations with the content of calcium oxalate. The result of RDA ranking shows that the interpretation rates of altitude and total calcium content in soil are 28.8% and 9.0% respectively, and their contribution rates are 48.6% and 15.1% respectively. Among them, altitude and total calcium content in soil are negatively correlated with the contents of calcium nitrate and calcium chloride and calcium silicate, and are positively correlated with the contents of water soluble calcium, calcium pectate, calcium phosphate and carbonate, and calcium oxalate. The comprehensive analysis result shows that altitude and total calcium content in soil are important factors affecting the contents of different forms of calcium in leaf of *C. fargesii*; the synergistic increase of contents of calcium pectate, calcium phosphate and calcium carbonate, and calcium oxalate in leaf of *C. fargesii* can respond to the habitat change caused by the increase of altitude, and strengthen the stress resistance of plants.

Key words: *Castanopsis fargesii* Franch.; calcium content in leaf; altitude; soil physical and chemical indexes; calcium content in soil

钙作为植物生长必需的营养元素之一,在植物生长发育和适应环境过程中发挥着至关重要的作用^[1]。在植物细胞中,钙主要以水溶性钙、果胶酸钙、草酸钙、硝酸钙和氯化钙、磷酸钙和碳酸钙、硅酸钙6类形式存在。植物叶片是钙的存储器官之一,叶片对环境因子的变化较为敏感^[2,3],导致叶片细胞中的钙在含量和类型上变化各异且具有特异性^[4]。研究结果^[5,6]表明:在不同种类的植物叶片细胞中钙的类型有明显差别;苏志孟等^[7]认为,堇菜(*Viola verecunda* A. Gray)叶片细胞中草酸钙晶体的密度与束缚水含量具有显著正相关关系,说明在干旱条件下堇菜叶片细胞可能通过调节草酸钙晶体的密度应对干旱胁迫;刘剑锋等^[8]的研究结果表明:梨(*Pyrus* sp.)的果实用质量体积分数6% CaCl₂浸泡后,果实的

磷酸钙和草酸钙含量均不同程度提高。可见,植物细胞中存储的不同类型的钙对植物适应环境异质性有重要作用,在不同逆境条件下植物叶片细胞中各类型的钙可通过调整其含量来适应生境的变化^[4]。

在实际营林生产过程中,海拔是制约树种分布与造林培育的重要环境因子,海拔变化可引起气温、光照和水分等生境因子的改变,进而影响植物的生长和生理代谢过程^[9,10]。植物叶片中的钙含量也可随海拔变化而改变,其中海拔差异引起的气温变化是影响植物钙吸收能力的重要原因之一^[11]。除海拔因子外,土壤作为植物生长的基本载体,其养分含量及含水量等因子对植物的生长同样存在重要影响^[12,13],其中,土壤理化性质变化对植物钙素含量也存在一定的影响^[14,15],例如:土壤pH值降低可能会抑制植物

对钙素的吸收;土壤有机碳、全氮、全钙和全磷含量与叶片钙含量存在显著正相关。由于钙在植物的生长发育和环境适应过程中具有重要作用,目前已有不少学者对植物叶片中钙含量及不同类型钙的比例及其环境影响因子进行了研究,但研究目标主要集中于喀斯特等高钙土壤环境地区^[4,5,16]。然而,钙作为第二信使参与植物体诸多生理代谢过程^[1],其与环境因子间的相互作用机制尚不明确,且在其他非钙质土壤中不同类型钙对植物的作用与高钙土壤是否相同,均有待深入研究。此外,酸化土壤对土壤系统中钙的平衡产生影响,进而影响植物的正常生长^[17],使得亚热带森林土壤中的钙可能逐渐取代氮素成为限制该地区林木生长的关键因子^[15,18],那么,在亚热带非钙质土壤环境中植物能否通过调整叶片中各类型钙的分配策略来适应酸性土壤环境尚需进一步的深入研究。

栲树(*Castanopsis fargesii* Franch.)为中国亚热带常绿阔叶林的常见建群种之一,主要分布在长江以南各地。目前对栲树的研究主要集中在土壤微生物群落结构^[19]、林分结构^[20]、幼苗对氮素的响应^[21]、种子性状变异^[22]、叶片功能性状对增温和施氮的影响^[23]及优势群落的结构稳定性^[24]等方面,而关于栲树生长和代谢与钙元素吸收、积累的关系以及植物在不同环境下不同类型钙的分配策略尚不清楚。

为此,作者在福建郭岩山县级森林生态自然保护区内,按照海拔设置5个样地,通过分析不同样地中栲树叶片不同类型钙含量和土壤理化指标的变化特征,探究各类型钙含量与海拔和土壤理化指标的关系,揭示栲树叶片中各类型钙的积累水平对海拔和土壤因子变化的响应规律,探讨栲树叶片通过调整不同类型钙的分配策略适应非钙质土壤环境的作用机制,以期为中国亚热带地区山地造林以及林分施钙措施的制定提供理论依据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于福建省顺昌县郭岩山县级森林生态自然保护区,地理坐标为东经118°00′~118°30′、北纬27°06′~27°18′,地处福建省南平市与三明市的交接地带,最高海拔1 383.7 m。该保护区地处亚热带地区,属海洋性季风气候;年均气温19℃,四季分明;年降水量1 600~1 800 mm,常年雨量充沛。主要土壤类型为黄红壤(海拔500~700和900~1 000 m)和黄棕壤(海拔700~900 m),土壤厚度多为0~20 cm。

研究区内植被类型丰富且具有明显的垂直分布特征。海拔500 m以下区域多为杉木[*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.]人工林;海拔500~1 000 m区域以栲树、木荷(*Schima superba* Gardn. et Champ.)和马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)混交林为主,其中栲树为主要建群种;海拔1 000 m以上区域多为肿节少穗竹[*Oligostachyum oedogonatum* (Z. P. Wang et G. H. Ye) Q. F. Zhang et K. F. Huang]及小乔木。

1.2 研究方法

1.2.1 实验设计和样品采集 在2020年11月,依据随机性和独立性的样地划分原则,在研究区内海拔500~900 m区域,以100 m为海拔梯度设置5个样地,各样地光照、坡度、地形和地貌条件等基本一致,坡向均为西南朝向。各样地基本概况见表1。

在每个样地中划分5个自然条件基本一致的标准样方,面积均为30 m×30 m。在每个标准样方中随机选取生长良好、树形基本一致的野生成年栲树5株,在各样株的树冠外围采集完全成熟、无病虫害、无损坏的健康叶片20~40枚,置于密封袋中并用便携式冰箱带回实验室,于-80℃超低温冰箱中保存,用于叶片钙含量测定。

表1 供试栲树样地的基本概况($\bar{X}\pm SD$)

Table 1 Basic status of test sample plots of *Castanopsis fargesii* Franch. ($\bar{X}\pm SD$)

样地编号 No. of sample plot	海拔/m Altitude	坡度/(°) Slope	土壤类型 Soil type	栲树平均胸径/cm Average diameter at breast height of <i>C. fargesii</i>	栲树平均株高/m Average height of <i>C. fargesii</i>	林分密度/(hm ⁻²) Stand density
S1	500	28.3	黄红壤 Yellow-red soil	14.5±1.5	11.5±1.0	5 400±225
S2	600	27.6	黄红壤 Yellow-red soil	13.3±1.1	12.0±2.0	6 750±480
S3	700	27.9	黄棕壤 Yellow-brown soil	15.1±1.0	13.5±1.6	5 070±240
S4	800	28.1	黄棕壤 Yellow-brown soil	13.9±2.3	11.0±1.1	4 965±315
S5	900	28.5	黄红壤 Yellow-red soil	12.5±0.9	10.5±1.2	4 500±225

在每株样株的树冠下,去除地表的凋落物,以树干基部为中心沿地表径流方向,在上坡位和下坡位各采集表层(0~20 cm)土壤 300~500 g,同一样地采集的土壤样品混合均匀后带回实验室,用于土壤理化指标测定。

1.2.2 叶片中各类型钙的提取和含量测定 参照 Ohta 等^[25]的方法,依次加入不同提取剂进行叶片中各类型钙的提取,每个样地设置 5 个重复样品,同时以空白样品(未放叶片)为对照进行结果校正。将叶片磨碎后分别称取约 0.5 g,精密称量后加入 7 mL 提取剂,于 25 ℃ 水浴中恒温振荡 1 h,在 4 ℃ 下 4 000 r·min⁻¹ 离心 10 min,收集上清液,重复提取 2 次;合并上清液并使用定量滤纸过滤,用体积分数 5% HCl 溶液定容至 25 mL,摇匀后即供试样液,残渣备用。其中,硝酸钙和氯化钙以体积分数 80% C₂H₅OH 溶液作为提取剂;水溶性钙以蒸馏水作为提取剂;果胶酸钙以浓度 1 mol·L⁻¹ NaCl 溶液作为提取剂;磷酸钙和碳酸钙以体积分数 2% CH₃COOH 溶液作为提取剂;草酸钙以体积分数 0.6% HCl 溶液作为提取剂。

提取后的残渣用电热板加热挥干溶剂,参照齐清文等^[5]的提取步骤,用 $V(\text{HNO}_3) : V(\text{HClO}_4) = 4 : 1$ 混合液作为消化液,消化提取叶片中的残渣钙(硅酸钙),冷却后用体积分数 0.2% HNO₃ 溶液定容至 25 mL,摇匀后即供残渣钙样品溶液。同时消煮空白样品(未放叶片)进行结果校正。

上述样品溶液用 ZEEnit 700P 原子吸收分光光度计(德国 Analytik Jena 公司)在波长 422.7 nm 下进行测定。

1.2.3 土壤理化指标测定 在采集土壤样品时用 Model SK-250WP 温度传感器(日本 SATO 公司)测定土壤温度;采用烘干法^[26]测定土壤含水量。将自然风干的土壤研磨后过孔径 2 mm 筛,称取 10 g 土壤样品,加入 25 mL 超纯水并剧烈搅动,静置 30 min 后利用 ST 2100 玻璃电极 pH 计(美国 OHAUS 公司)测定土壤 pH 值。

将自然风干的土壤研磨后过孔径 0.149 mm 筛,称取 0.2 g 土壤样品,采用 HNO₃-HClO₄ 法^[27]消煮后,用 PerkinICP-MS 电感耦合等离子体发射光谱仪(美国 PERKINELMER 公司)测定土壤全磷、全钾和全钙含量。称取前述土壤样品 0.2 g,用锡舟(4 mm×4 mm×11 mm,德国 ELEMENTAR 公司)包样后,用

Vario MAX 碳氮元素分析仪(德国 ELEMENTAR 公司)测定土壤全碳和全氮含量。每个样地设置 5 个重复样品,同时设置空白样品(未放叶片)进行结果校正。每份样品各指标均重复测定 3 次,结果取平均值。

1.3 数据处理和统计分析

用 EXCEL 2010 和 SPSS 23.0 软件对数据进行统计分析;采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)分析不同样地间栲树叶片各类型钙含量的差异;采用 Pearson 法分析叶片各类型钙含量间的相关性。

以海拔和土壤基本理化性质为环境因子,以叶片各类型钙含量为物种因子,使用 CANOCO 5 软件进行 RDA 约束排序以分析叶片不同类型钙含量与海拔和土壤因子的关系,在 RDA 分析前需对参数进行标准化处理。在 RDA 排序图中,将每个环境因子箭头连线的长短视为环境因子对叶片各类型钙含量解释量的相对大小;环境因子与各类型钙含量的夹角角度(θ)能够反映二者的相关性, $0^\circ \leq \theta < 90^\circ$,呈正相关; $90^\circ < \theta \leq 180^\circ$,呈负相关; $\theta = 90^\circ$,则无相关性^[28]。

2 结果和分析

2.1 栲树叶片不同类型钙的含量及相关关系

2.1.1 叶片不同类型钙含量的比较 不同海拔样地间栲树叶片中不同类型钙含量的差异见表 2。

由表 2 可以看出:随样地海拔的变化,栲树叶片中各类型钙含量呈现不同的变化规律。叶片中硝酸钙和氯化钙含量随样地海拔的升高总体呈现逐渐降低的趋势,以海拔 500 m 样地中最高,且显著($P < 0.05$)高于另 4 个样地;而另 4 个样地间的硝酸钙和氯化钙含量无显著差异。水溶性钙含量随样地海拔的升高总体呈现“降低—升高”的趋势,海拔 800 和 900 m 样地中均较高,且显著高于另 3 个样地;水溶性钙含量在海拔 700 m 样地中最低,且显著低于其他 4 个样地。果胶酸钙及草酸钙含量随样地海拔的升高总体呈现逐渐升高的趋势,均在海拔 900 m 样地中最高,且显著高于另 4 个样地;而另 4 个样地间的果胶酸钙及草酸钙含量无显著差异。磷酸钙和碳酸钙含量随样地海拔的升高总体呈现“升高—小幅降低”的趋势,在海拔 700 m 样地中最高、海拔 500 m 样地中最低,在海拔 700~900 m 样地间无显著差异,但均显著高于海拔 500 和 600 m 样地。硅酸钙含量随样地海拔的升高呈波动变化趋势,以海拔 500 m 样地中

最高,且显著高于海拔 600 和 900 m 样地,而在海拔 600~900 m 样地间无显著差异。

在同一海拔的样地中,栲树叶片中不同类型钙含量的排序规律一致,从低到高依次为硝酸钙和氯化钙、水溶性钙、果胶酸钙、磷酸钙和碳酸钙、草酸钙、硅酸钙,均值依次为 54.06、208.57、820.56、1 122.54、1 891.58、6 962.60 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。各样地的硝酸钙和氯化钙与水溶性钙的含量无显著差异,但二者含量均显著低于其他 4 类钙含量;除海拔 900 m 样地外,其

他样地的硅酸钙含量显著高于另 5 类钙含量;除海拔 700 和 900 m 的样地外,其他 3 个样地的果胶酸钙、磷酸钙和碳酸钙、草酸钙的含量无显著差异。

总体上看,在海拔 500~900 m 的 5 个样地间,叶片的总钙含量依次为 12 350.43、8 653.85、11 752.14、11 382.13、11 160.97 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,其中,海拔 700~900 m 样地间总钙含量差异不大,而海拔 500 和 600 m 样地间总钙含量差异较大,与前者硅酸钙含量最高、后者草酸钙及硅酸钙含量均最低有关。

表 2 不同海拔样地间栲树叶片不同类型钙含量的比较 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 2 Comparison on contents of different forms of calcium in leaf of *Castanopsis fargesii* Franch. among sample plots at different altitudes ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

样地海拔/m Altitude of sample plot	C1/($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	C2/($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	C3/($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	C4/($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	C5/($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	C6/($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)
500	113.61±28.20Ac	201.19±38.01BCc	673.33±115.98Bb	762.15±71.10Cb	1 460.87±502.90Bb	9 139.28±2 640.51Aa
600	48.14±12.54Bc	173.95±29.51BCc	690.92±51.67Bb	906.75±250.03BCb	1 439.42±483.84Bb	5 394.67±2 552.59Ba
700	36.71±12.52Bd	145.43±62.29Cd	771.77±46.01Bc	1 354.63±281.01Ab	1 619.32±478.99Bb	7 824.28±665.78ABa
800	37.43±5.24Bc	231.29±43.45Ac	823.26±37.31Bb	1 326.96±182.16Ab	1 933.20±466.94Bb	7 029.99±3 199.22ABa
900	34.40±1.25Bc	290.99±36.59Ac	1 143.51±512.06Ab	1 262.23±432.13Ab	3 005.07±1 160.48Aa	5 424.77±1 539.05Ba
均值 Mean	54.06	208.57	820.56	1 122.54	1 891.58	6 962.60

¹⁾ C1: 硝酸钙和氯化钙含量 Content of calcium nitrate and calcium chloride; C2: 水溶性钙含量 Content of water soluble calcium; C3: 果胶酸钙含量 Content of calcium pectate; C4: 磷酸钙和碳酸钙含量 Content of calcium phosphate and calcium carbonate; C5: 草酸钙含量 Content of calcium oxalate; C6: 硅酸钙含量 Content of calcium silicate. 同列中不同大写字母表示同一类型钙含量在不同样地间差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) difference in content of the same form of calcium among different sample plots; 同行中不同小写字母表示同一类地内不同类型钙含量差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same row indicate the significant ($P < 0.05$) difference in contents of different forms of calcium in the same sample plot.

2.1.2 叶片不同类型钙含量间的相关性 栲树叶片中不同类型钙含量间的相关系数见表 3。由表 3 可以看出,栲树叶片 6 个类型钙含量间存在不同程度的相关性。其中,硝酸钙和氯化钙含量与磷酸钙和碳酸钙含量呈极显著 ($P < 0.01$) 负相关,与硅酸钙含量呈显著正相关;果胶酸钙含量与草酸钙含量呈极显著正

相关;磷酸钙和碳酸钙含量与草酸钙含量呈极显著正相关。表明栲树叶片中的硝酸钙和氯化钙与磷酸钙和碳酸钙之间可能互相转化,且硝酸钙和氯化钙可与硅酸钙同步增减;栲树叶片中钙含量更倾向于果胶酸钙及磷酸钙和碳酸钙与草酸钙协同增减的分配策略。

表 3 栲树叶片中不同类型钙含量间的相关系数¹⁾

Table 3 Correlation coefficient among contents of different forms of calcium in leaf of *Castanopsis fargesii* Franch.¹⁾

不同类型钙含量 Content of different forms of calcium	不同类型钙含量间的相关系数 Correlation coefficients among contents of different forms of calcium					
	C1	C2	C3	C4	C5	C6
C1	1.000					
C2	-0.012	1.000				
C3	-0.312	0.324	1.000			
C4	-0.530 **	0.121	0.179	1.000		
C5	-0.324	0.383	0.542 **	0.597 **	1.000	
C6	0.428 *	-0.115	-0.020	-0.072	-0.109	1.000

¹⁾ C1: 硝酸钙和氯化钙含量 Content of calcium nitrate and calcium chloride; C2: 水溶性钙含量 Content of water soluble calcium; C3: 果胶酸钙含量 Content of calcium pectate; C4: 磷酸钙和碳酸钙含量 Content of calcium phosphate and calcium carbonate; C5: 草酸钙含量 Content of calcium oxalate; C6: 硅酸钙含量 Content of calcium silicate. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

2.2 栲树叶片不同类型钙含量与海拔和土壤因子的关系

2.2.1 不同样地土壤理化指标的差异 不同海拔样地土壤理化指标的差异见表4。结果显示:供试样地的土壤温度随海拔升高逐渐降低,在海拔500 m样地最高、海拔900 m样地最低,总体上差异显著($P < 0.05$)。土壤含水量在海拔900 m样地最高,与另4个样地差异显著;而另4个样地间无显著差异。土壤pH值在海拔500 m样地最高,与另4个样地差异显著;而另4个样地间无显著差异。土壤全碳含量在海拔500 m样地最低,与另4个样地差异显著;而另4个样地的土壤全碳含量总体随海拔升高波动变化,但均无显著差异,其中海拔900 m样地的土壤全碳含量

最高。土壤全氮含量随海拔升高逐渐提高,在海拔500 m样地最低、海拔900 m样地最高,总体上差异显著。供试样地土壤全磷含量均无显著差异,在海拔700 m样地最低、海拔600 m样地最高。土壤全钾含量随海拔升高波动变化,在海拔600 m样地最高且显著高于其他样地,在海拔500 m样地最低。土壤全钙含量在海拔500和600 m样地显著高于海拔700~900 m样地,在海拔700 m样地最低,并与其他样地差异显著。

总体上看,在供试的5个样地中,在海拔相对较低(500和600 m)的样地内,土壤的温度、含水量和pH值以及全磷和全钙含量均较高,但土壤的全氮含量则较低。

表4 不同海拔样地土壤理化指标的比较($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 4 Comparison on soil physical and chemical indexes of sample plots at different altitudes ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

样地海拔/m Altitude of sample plot	温度/°C Temperature	含水量/% Water content	pH值 pH value	养分含量 Nutrient content				
				全碳/(g·kg ⁻¹) Total carbon	全氮/(g·kg ⁻¹) Total nitrogen	全磷/(mg·kg ⁻¹) Total phosphorus	全钾/(g·kg ⁻¹) Total potassium	全钙/(mg·kg ⁻¹) Total calcium
500	17.93±0.72a	14.55±1.49b	5.33±0.13a	16.34±2.05b	1.78±0.20c	254.42±41.36a	18.51±3.63c	857.79±140.28a
600	17.08±0.32a	15.98±1.78b	4.73±0.15b	31.98±3.18a	2.40±0.23b	265.67±27.55a	40.50±1.86a	829.53±138.43a
700	16.40±0.32b	14.02±2.30b	4.67±0.17b	32.10±3.16a	2.50±0.24b	164.98±9.99a	24.28±3.41bc	416.81±29.92c
800	16.28±0.29b	13.04±2.10b	4.42±0.33b	29.94±4.91a	3.45±0.58a	252.30±29.25a	31.35±3.00b	695.93±131.26b
900	14.70±0.26c	18.82±2.47a	4.70±0.21b	36.62±3.06a	3.80±0.58a	227.89±46.11a	25.18±6.12bc	668.52±75.81b

¹⁾ 同列中不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) difference.

2.2.2 栲树叶片不同类型钙含量与海拔和土壤理化指标的相关性 对栲树叶片中不同类型钙含量与样地海拔和土壤理化指标进行RDA约束排序分析,结果见表5和图1。

由表5可见:从单一因子看,海拔对栲树叶片中各类型钙含量的解释率最高,达28.8%,贡献率高达48.6%;8个土壤理化指标的总解释率达30.5%,总贡献率达51.4%,其中,土壤全钙含量的解释率和贡献率均最高(分别为9.0%和15.1%),表明海拔和土壤全钙含量对栲树叶片各类型钙含量的影响较大。

第1和第2排序轴的特征值分别为0.338和0.145,前2个RDA排序轴包括90.84%栲树叶片各类型钙含量指标以及海拔和土壤理化指标的信息。由图1可见:叶片硝酸钙和氯化钙含量与土壤的pH值、温度、全磷含量和全氮含量呈正相关,与土壤的全碳含量、全钙含量、全钾含量和含水量及海拔呈负相关;叶片水溶性钙含量与土壤的全钙含量、全钾含量、全碳含量和含水量及海拔呈正相关,与土壤的温度、

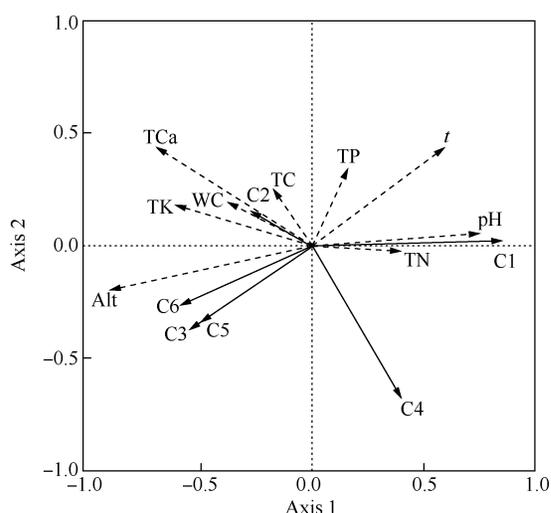
表5 海拔和土壤理化指标对栲树叶片中不同类型钙含量变化的解释率和贡献率¹⁾

Table 5 Interpretation rate and contribution rate of altitude and soil physical and chemical indexes to variations of contents of different forms of calcium in leaf of *Castanopsis fargesii* Franch.¹⁾

因子 Factor	IR/%	CR/%	P
海拔 Altitude	28.8	48.6	0.002
土壤全钙含量 Content of total calcium in soil	9.0	15.1	0.003
土壤pH值 pH value of soil	5.7	9.6	0.007
土壤温度 Temperature of soil	4.0	6.8	0.022
土壤全钾含量 Content of total potassium in soil	3.1	5.2	0.025
土壤含水量 Water content in soil	2.8	4.7	0.031
土壤全氮含量 Content of total nitrogen in soil	2.6	4.5	0.037
土壤全磷含量 Content of total phosphorus in soil	2.4	4.1	0.039
土壤全碳含量 Content of total carbon in soil	0.9	1.4	0.048

¹⁾ IR: 解释率 Interpretation rate; CR: 贡献率 Contribution rate; P: P值 P value.

pH值和全氮含量呈负相关,但与土壤全磷含量无相关关系;叶片果胶酸钙含量及草酸钙含量与土壤的全钾含量、全钙含量和含水量及海拔呈正相关,与土壤的全磷含量、全氮含量、温度和pH值呈负相关,与土



C1: 硝酸钙和氯化钙含量 Content of calcium nitrate and calcium chloride; C2: 水溶性钙含量 Content of water soluble calcium; C3: 果胶酸钙含量 Content of calcium pectate; C4: 磷酸钙和碳酸钙含量 Content of calcium phosphate and calcium carbonate; C5: 草酸钙含量 Content of calcium oxalate; C6: 硅酸钙含量 Content of calcium silicate. Alt: 海拔 Altitude; pH: 土壤 pH 值 pH value of soil; t: 土壤温度 Temperature of soil; WC: 土壤含水量 Water content in soil; TCa: 土壤全钙含量 Content of total calcium in soil; TK: 土壤全钾含量 Content of total potassium in soil; TN: 土壤全氮含量 Content of total nitrogen in soil; TP: 土壤全磷含量 Content of total phosphorus in soil; TC: 土壤全碳含量 Content of total carbon in soil.

图1 栲树叶片不同类型钙含量与海拔和土壤理化指标的 RDA 排序图

Fig. 1 RDA ordination diagram of contents of different forms of calcium in leaf of *Castanopsis fargesii* Franch. with altitude and soil physical and chemical indexes

壤全碳含量无相关关系;叶片磷酸钙和碳酸钙含量与土壤的全碳含量、全钙含量、全钾含量和含水量及海拔呈正相关,与土壤的全磷含量、全氮含量、pH 值和温度呈负相关;叶片硅酸钙含量仅与土壤的全氮含量和 pH 值呈正相关,与其他因子呈负相关。

3 讨论和结论

3.1 栲树叶片不同类型钙含量差异的生态学意义及其对海拔变化的响应

植物体内钙含量约为 0.1%~5.0%,钙离子浓度的改变可影响植物细胞中钙的存在形式,各类型钙相互调节并维持平衡,辅助植物适应环境异质性^[29]。本研究中,栲树叶片含有的不同类型钙中,硝酸钙和氯化钙含量最低,且与磷酸钙和碳酸钙含量呈极显著负相关,这是因为硝酸钙和氯化钙为活性钙,在植物体内代谢较快并可迅速转化成其他类型的钙^[4],而磷酸钙具有解毒作用并能提高植物抗性^[30],因而,随

着海拔上升、气温下降,细胞中的硝酸钙和氯化钙向磷酸钙转化,以提高栲树抵御寒冷环境的能力。

在海拔 800 和 900 m 样地中,栲树叶片的水溶性钙含量显著增加,其原因可能与这 2 个样地中的生境有关。许瑶瑶等^[31]的调查结果显示:在郭岩山海拔 800~900 m 处,栲树林分的密度和郁闭度较小,光合能力较强。植物叶片所含的水溶性钙有利于植物体内钙离子的吸收利用^[32],钙离子含量的增加可有效缓解低温依赖性光损伤及叶片中非结构性碳水化合物的过量积累,从而提高植物的光合作用并缓解低温冻害^[33]。因此,在海拔 800~900 m 样地中,栲树叶片水溶性钙含量增加,可在提高栲树耐寒性的同时增强其光合作用,促进栲树个体的生长发育。

在寒冷环境下,植物体内水溶性果胶含量的增加,能有效提高植物抗寒性及微生物侵染能力^[34]。本研究中,在海拔 900 m 样地中栲树叶片的果胶酸钙含量显著增加,其原因是果胶酸钙作为植物细胞壁的主要组成成分之一,对提高细胞壁的刚性和维持细胞膜的稳定性具有重要作用;且在海拔 900 m 处气温较低,栲树通过增加体内的果胶酸钙含量增强其对低温的抗性,确保植株正常生长。

在海拔 700~900 m 样地中,栲树叶片的磷酸钙和碳酸钙含量显著高于海拔 500~600 m 样地,这一现象可能与磷酸钙在植物体中的功能有关。磷酸钙具有较强的解毒作用,细胞中钙离子激活 H^+ -ATP 酶调节叶片细胞的 pH 值^[17],并能在酸性环境下保持细胞中钙离子的稳定性^[30],有利于增强植物抗逆能力^[35]。因此,在供试样地的高海拔及酸性土壤环境下,栲树叶片通过磷酸钙的积累缓解酸性环境对植株的毒害作用并提高其抗性。

随着海拔上升、气温下降,栲树叶片通过增加对草酸钙的吸收,在细胞间隙沉积并形成各类晶体,以减轻有机酸积累过量对植物体产生的毒害^[4,36],提高低温胁迫下植株的抗逆性并维持自身生长^[37],因此,海拔 900 m 样地的栲树叶片中草酸钙含量显著增加。根据侯学煜^[38]对植物生长与土壤钙质的依赖关系分类可知,栲树应为嫌钙或亚嫌钙植物;且栲树叶片中积累的钙主要以草酸钙和硅酸钙为主,这与曹建华等^[4]对嫌钙植物叶片各类钙含量的研究结果类似。草酸钙和硅酸钙为非活性钙,其在植物体内难以被吸收、利用和转移^[36],因而,在栲树叶片中草酸钙和硅酸钙的含量均高于其他 4 类钙。

本研究中,栲树叶片中果胶酸钙、磷酸钙和碳酸钙及草酸钙含量与海拔均呈正相关,这3类钙的含量两两之间也呈正相关,其原因可能为草酸钙的抗逆性^[4]与磷酸钙的解毒性^[30]具有协同作用,果胶酸钙能维持和增强组织的稳定性^[34],这3类钙的含量随海拔升高协同增加,以应对气温变化对植物的胁迫作用。由此可知,栲树叶片各类钙含量随海拔变化而改变,这或许是栲树植株为适应因海拔变化而引起的气温变化所采用的调节策略之一,以实现各类钙的再分配,使植株达到最适生长状态。在低温条件下,钙离子能够参与调控植物体内一些抗寒基因的表达,且钙含量较低的植物易受冻害^[39,40]。因此,在实际营林过程中,当处于低温或较高海拔环境时,应适当考虑施用钙肥以调整栲树体内各类钙的分配策略,从而提高栲树植株对外部环境变化的适应性。

3.2 土壤理化性质对栲树叶片不同类型钙含量的影响效应

前述的研究结果表明,栲树不同海拔样地的土壤理化指标存在较大差异,不同土壤理化指标对叶片各类钙含量的解释率各异;由RDA排序结果可知,在8项土壤理化指标中,土壤的全钙含量、pH值和温度对栲树叶片中各类钙含量影响较大,其中,土壤全钙含量是影响栲树叶片各类钙含量变化的最重要的土壤因子(解释率为9.0%),且磷酸钙和碳酸钙含量与土壤全钙含量呈正相关。说明土壤钙是植物叶片钙的主要来源,土壤钙供应不足将直接导致植物生长受阻,提高土壤钙含量是增加植物抗性的有效措施之一^[41]。土壤pH值也是影响栲树叶片中各类钙含量变化的重要因子之一,土壤的pH值与磷酸钙和碳酸钙含量呈负相关,这是因为在土壤酸性条件下,钙的吸收有利于维持细胞膜的正常结构和增强细胞的抗酸能力^[17],故随着土壤pH值下降,栲树需要调整体内钙的分配策略,从土壤中吸收更多的钙并以磷酸钙的形式储存在叶片内,以此来提高植株的抗酸性。

研究结果表明:土壤温度与栲树叶片中水溶性钙、果胶酸钙及草酸钙的含量均呈负相关,产生此结果的原因可能与这3类钙的特性有关。随着土壤温度降低,栲树叶片可能将储存的钙更多地转化为水溶性钙、果胶酸钙及草酸钙,以共同抵御环境胁迫,但具体原因尚待深入研究。土壤全钾含量与叶片水溶性钙及果胶酸钙的含量呈正相关,这是由于土壤钾离子在一定程度上可增强植株对土壤钙的吸收,并提高叶

片中钙的积累能力^[42];而水溶性钙和果胶酸钙含量的增加则有利于钙离子的转移、吸收和利用。因此,土壤全钾含量提高则对栲树叶片钙的吸收有促进作用,可进一步提升栲树对环境的适应能力,这与刘进等^[11]的研究结果类似。

在本研究中,土壤的全碳、全氮和全磷含量对栲树叶片中各类钙含量的影响效应较小,具体原因有待进一步研究。在中国南方地区植物易受冻害的原因主要是酸性土壤的钙供应水平较低^[17]。因此,在中国南方进行栲树等树种的营林过程中,应考虑在传统施肥的基础上增施钙肥,不仅能有效提高土壤供钙能力,提供植物生长的必需元素,还能在一定程度上提高植株对各种逆境的抗性,维持其稳定生长。

3.3 结论

综上所述,在栲树叶片含有的6类钙中,除硝酸钙和氯化钙以及硅酸钙的含量与海拔呈负相关外,其余4类钙的含量均与海拔呈正相关,并通过协同增加草酸钙、磷酸钙和碳酸钙以及果胶酸钙含量的策略来应对海拔引起的生境变化。而在土壤理化指标中,土壤的全钙含量和pH值是影响栲树叶片中各类钙分配的重要因子,说明土壤钙是植物叶片钙的主要来源。在亚热带造林树种实际营林过程中,对种植在南方非钙质土壤或处于低温或高海拔环境下的林木树种,应考虑在传统施肥方式的基础上增施钙肥,以此改善土壤的酸化问题并降低林木遭受冻害的可能性,提高林木整体抗逆性,从而提高森林生产力。

参考文献:

- [1] WHITE P J, BROADLEY M R. Calcium in plants[J]. *Annals of Botany*, 2003, 92(4): 487-511.
- [2] 罗芊芊,周志春,邓宗付,等.南方红豆杉天然居群叶片的表型性状和氮磷化学计量特征的变异规律[J]. *植物资源与环境学报*, 2021, 30(1): 27-35.
- [3] 张巍,李金禹,李妍,等.宽叶蓝靛果叶片不同海拔和郁闭度的遗传变异研究[J]. *森林工程*, 2018, 34(3): 14-18.
- [4] 曹建华,朱敏洁,黄芬,等.不同地质条件下植物叶片中钙形态对比研究:以贵州茂兰为例[J]. *矿物岩石地球化学通报*, 2011, 30(3): 251-260.
- [5] 齐清文,郝转,陶俊杰,等.报春苣苔属植物钙形态多样性[J]. *生物多样性*, 2013, 21(6): 715-722.
- [6] 罗在柒,王传明,潘德权,等.贵州苏铁种子钙形态特性分析[J]. *广西植物*, 2009, 29(5): 653-657.
- [7] 苏志孟,张习敏,马琳,等.堇菜叶片草酸钙晶体与水分维持的关系[J]. *广西植物*, 2019, 39(6): 720-728.
- [8] 刘剑锋,唐鹏,彭抒昂.采后浸钙对梨果实不同形态钙含量

- 及生理生化变化的影响[J]. 华中农业大学学报, 2004, 23(5): 560-562.
- [9] 陈昊轩, 刘欣蕊, 孙天雨, 等. 太白山栎属树种叶片生态化学计量特征沿海拔梯度的变化规律[J]. 生态学报, 2021, 41(11): 4503-4512.
- [10] 林渝彤, 李海滨, 黄潇洒, 等. 广东惠州莲花山木本植物的多样性和生物量沿海拔的变化及相关性分析[J]. 植物资源与环境学报, 2018, 27(4): 42-52.
- [11] 刘进, 龙健, 李娟, 等. 典型喀斯特山区优势树种钙吸收能力的海拔分异特征研究[J]. 生态环境学报, 2021, 30(8): 1589-1598.
- [12] 刘俊涛, 仲静, 刘济铭, 等. 无患子初果期人工林土壤和叶片C、N、P化学计量特征[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2021, 45(4): 67-75.
- [13] 张岩, 杨立学. 寒温带落叶松天然林不同海拔土壤线虫群落结构的季节动态[J]. 森林工程, 2021, 37(5): 1-11.
- [14] 许木果, 陈桂良, 刘忠妹, 等. 西双版纳橡胶园土壤交换性钙镁含量及其对叶片钙镁含量的影响[J]. 西北林学院学报, 2021, 36(4): 88-93.
- [15] 魏亚伟, 张彤, 刘静, 等. 红松叶片与土壤有机碳、氮、磷、钙的空间分布及其化学计量学特征[J]. 沈阳农业大学学报, 2021, 52(4): 419-427.
- [16] 马建军, 于凤鸣, 张立彬, 等. 野生欧李生长期各组织器官中不同形态钙的分配率变化[J]. 林业科学, 2011, 47(7): 97-101.
- [17] 蒋廷惠, 占新华, 徐阳春, 等. 钙对植物抗逆能力的影响及其生态学意义[J]. 应用生态学报, 2005, 16(5): 971-976.
- [18] BAILEY S W, HORNBECK J W, DRISCOLL C T, et al. Calcium inputs and transport in a base-poor forest ecosystem as interpreted by Sr isotopes[J]. Water Resources Research, 1996, 32(3): 707-719.
- [19] 赵梦赛, 栾亚宁, 戴伟, 等. 丝栗栲林土壤微生物 PLFA 群落结构的时空变化特征[J]. 西北林学院学报, 2019, 34(6): 16-21.
- [20] 罗洁明, 张巧巧, 常曠, 等. 福建省永安市丝栗栲次生林林分结构特征研究[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(8): 162-165.
- [21] 顾红梅, 邓光华, 翁贤权, 等. 丝栗栲幼苗对不同氮含量及形态的营养响应[J]. 江西农业大学学报, 2016, 38(2): 312-318.
- [22] 王玉奇, 王丽娟, 徐润, 等. 不同种源丝栗栲种子性状变异[J]. 广西林业科学, 2019, 48(1): 133-136.
- [23] 王致远, 赵广东, 王兵, 等. 丝栗栲、苦槠和青冈幼苗叶片功能性状对增温和施氮的响应[J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(12): 43-49.
- [24] 吴庆维. 福建明溪丝栗栲优势群落的结构稳定性[J]. 亚热带农业研究, 2019, 15(1): 1-6.
- [25] OHTA Y, YAMAMOTO K, DEGUCHI M. Chemical fractionation of calcium in the fresh rice leaf blade and influences of deficiency or oversupply of calcium and age of leaf on the content of each calcium fraction; chemical fractionation of calcium in some plant species (Part 1)[J]. Japanese Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 1970, 41: 19-26.
- [26] 章家恩. 生态学常用实验研究方法与技术[M]. 北京: 化学工业出版社, 2007: 56-57.
- [27] 郑必昭. 土壤分析技术指南[M]. 北京: 中国农业出版社, 2013: 326-328.
- [28] 丁佳, 吴茜, 闫慧, 等. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响[J]. 生物多样性, 2011, 19(2): 158-167.
- [29] 叶盛, 汪东风, 丁凌志, 等. 植物体内钙的存在形式研究进展(综述)[J]. 安徽农业大学学报, 2000, 27(4): 417-421.
- [30] POOVAIAH B W. Biochemical and molecular aspects of calcium action[J]. Acta Horticulturae, 1993, 326: 139-148.
- [31] 许瑶瑶, 张硕, 李剑飞, 等. 郭岩山自然保护区不同海拔梯度栲树群落物种多样性研究[J]. 林业勘察设计, 2019, 39(2): 1-5.
- [32] 顾小清. 欧李春秋季节树体不同部位钙形态及部分酶活性研究[D]. 洛阳: 河南科技大学林学院, 2010: 13.
- [33] 刘欣悦, 刘轶飞, 易伯涛, 等. 外源钙缓解花生低温光合障碍的调控机制[J]. 植物营养与肥料学报, 2022, 28(2): 291-301.
- [34] 董彩霞, 周健民, 范晓晖, 等. 不同施钙措施对番茄果实钙含量和钙形态的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2004, 10(1): 91-95.
- [35] 杨廷良, 崔国贤, 罗中钦, 等. 钙与植物抗逆性研究进展[J]. 作物研究, 2004(5): 380-384.
- [36] NAKATA P A. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants[J]. Plant Science, 2003, 164(6): 901-909.
- [37] 付月, 吕艳秋, 梁雪, 等. 植物草酸钙晶体的研究进展[J]. 分子植物育种, 2021, 19(5): 1681-1686.
- [38] 侯学煜. 中国境内酸性土钙质土和盐碱土的指示植物[M]. 北京: 科学出版社, 1952: 9-22.
- [39] TÄHTIHARJU S, SANGWAN V, MONROY A F, et al. The induction of *kin* genes in cold-acclimating *Arabidopsis thaliana*. Evidence of a role for calcium[J]. Planta, 1997, 203(4): 442-447.
- [40] MCLAUGHLIN S B, WIMMER R. Calcium physiology and terrestrial ecosystem processes[J]. The New Phytologist, 1999, 142(3): 373-417.
- [41] 周卫, 汪洪. 植物钙吸收、转运及代谢的生理和分子机制[J]. 植物学通报, 2007, 24(6): 762-778.
- [42] 周卫, 林葆. 土壤中钙的化学行为与生物有效性研究进展[J]. 土壤肥料, 1996(5): 20-23.

(责任编辑: 吴芯夷, 惠红)